

EWOLUCJA APARATU POKARMOWEGO WĘŻY (SQUAMATA: SERPENTES)

Edyta Turniak (Wrocław)

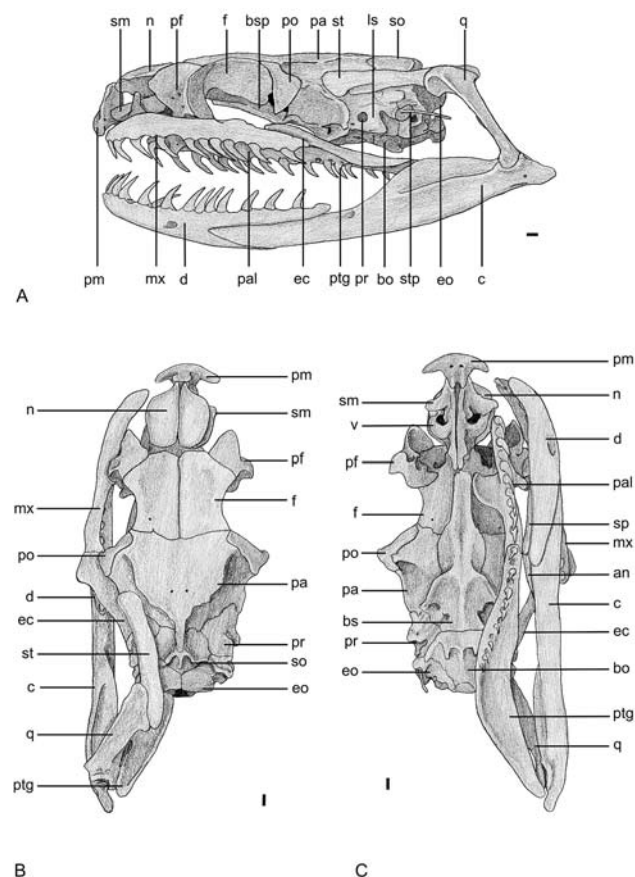
Węże (Serpentes) należą do rzędu gadów łuskonosnych (Squamata). Ich pochodzenie nadal jest zagadnieniem otwartym, dane kopalne oraz analizy współczesnych gatunków nie pozwalają na pełne odtworzenie filogenezy tej grupy. Aparat pokarmowy, rozumiany tutaj jako wszystkie elementy ciała biorące udział w pobieraniu pokarmu (głównie kości czaszki, uzębienie, ale też mięśnie kontrolujące odpowiednie ruchy ciała i narządy zmysłów, które umożliwiają namierzenie i schwytanie ofiary) stanowi jeden z ważniejszych zestawów cech decydujących o zróżnicowaniu podrzędu Serpentes i jego wyodrębnieniu z pozostałych Squamata. Wszystkie węże są drapieżnikami, ale poszczególne taksony wykształciły specyficzne techniki polowania i uśmiercania ofiary, poparte odpowiednią budową anatomiczną (Ryc. 1). Charakterystyczny aparat pokarmowy pozwala im na połykanie bardzo dużych zdobyczy, co jest tym ważniejsze, że węże nie rozdrabniają pokarmu na mniejsze części. Dużą ruchomość czaszki umożliwiającą szerokie rozwarście szczęk uzyskują poprzez redukcję łuków skroniowych oraz uwolnienie połączeń pomiędzy niektórymi kośćmi czaszki. Analizując różnice pomiędzy poszczególnymi grupami tych gadów oraz porównując je z budową jaszczurek i wymarłych gatunków węży można odtworzyć prawdopodobny przebieg ich ewolucji. Przekształcenia aparatu pokarmowego miały prawdopodobnie związek z przystosowywaniem się do różnorodnych warunków życia oraz specjalizacją pokarmową i dostępnością ofiar, z którymi węże koewoluowały.

Pochodzenie węży

Istnieją dwie główne hipotezy dotyczące przodka węży oparte m.in. na budowie czaszki.

Mogło to być zwierzę lądowe, o podziemnym trybie życia, przystosowane do rycia w glebie i kopania nor, zbliżone do współczesnych, beznogich, podziemnych jaszczurek. Zgodnie z tą teorią hipotetyczny przodek obu głównych grup węży (Scoleophidia i Alethinophidia) miał ograniczone ruchy kości podniebiennej (palatium) i krótką kość kwadratową (quadratum), uwolnioną w części centralnej i grzbietowej poprzez zanik pokrywających ją kości. Taki zanik jest widoczny wyłącznie u dibamidów (Dibamidae)

i amfisben (Amphisbaenia), gadów żyjących w glebie i ściółce. U organizmów ryjących charakterystyczne jest dążenie do wzmocnienia czaszki, a węże mają wzmocnioną, zamkniętą puszkę mózgową podobnie jak amfisbeny. Jednakże, z drugiej strony, występuje u nich bardzo wyraźna tendencja do uwalniania kości i w wyniku tego stopniowego zwiększania kinetyzmu (ruchomości) czaszki, czego teoria o podziemnym rodowodzie grupy już nie wyjaśnia. Zamknięta puszka mózgową prawdopodobnie nie jest wynikiem bliskiego pokrewieństwa pomiędzy wężami a amfisbenami, ale stanowi konwergencję.



Ryc. 1. Widok lateralny (A), dorsalny (B) i wentralny (C) czaszki *Elaphe schrenckii* po usunięciu prawego łuku zuchwowego, podniebieno-szczękowego oraz postorbitale. Skrót: an - angulare, bo - basioccipitale, bs - basisphenoideum, c - compositum, d - dentale, ec - ectopterygoideum, eo - exoccipitale, f - frontale, ls - laterosphenoideum, mx - maxillare, n - nasale, pal - palatinum, pf - prefrontale, pm - premaxillare, pr - prooticum, so - supraoccipitale, sp - spleniale, st - supratemporale, stp - stapes, q - quadratum, v - vomer. Skala - 1 mm, (Borczyk, 2009).

Bardziej prawdopodobne wydaje się być stadium wodne w ewolucji. W takim razie przodkiem węży

byłyby mezozoiczne mozazaury (Mosasauridae). Były to duże morskie jaszczurki zaliczane do grupy Varanoidea, z którą Serpentes są prawdopodobnie najbliższej spokrewnione. Mozazaury wykazywały budowę pośrednią między jaszczurkami a węzami. Ich górna szczęka przypominała tę u jaszczurek – kość szczękowa (maxillare) i elementy podniebienia miały budowę stosunkowo solidną i były mało ruchome. W czaszce mozazaura widoczne są jeszcze typowe dla jaszczurek stawy: mezokinetyczny (między kością czołową i ciemieniową, w środkowej części czaszki) i metakinetyczny (w tylnej części czaszki), które u węży już nie występują. Ich ruchomość nie była jednak aż tak duża, jak u współczesnych jaszczurek. Budowa szczęki dolnej przypomina natomiast węże. Ramiona żuchwy mają znacznie luźniejsze spojenie. Żuchwa w swojej środkowej części mogła wyginać się o 22–33°, co zwiększało rozwarście szczęk.

Wczesna ewolucja węży jest słabo poznana, głównie ze względu na małą ilość danych paleontologicznych. Za najbardziej bazalny gatunek węża obecnie uznaje się pochodzącego z kredy *Najash rionegrina*. Wąż ten posiadał jeszcze dobrze rozwinięte kończyny. Podejrzewa się, że podobnie jak trochę od niego młodszy, choć stanowiący prawdopodobnie jeszcze wcześniejszą linię ewolucyjną *Coniophis*, prowadził lądowy tryb życia. Oba gatunki miały już wykształcony staw śródżuchwowy, chociaż o bardzo ograniczonej ruchomości i prawdopodobnie żywiły się zwierzętami kręgowymi. Innymi kredowymi węzami są morskie *Pachyrhachis* i *Dinylysia*, Zarówno one jak i *Mosasaurus*, miały stosunkowo wąski pysk, a mimo to żywiły się dość dużymi ofiarami (ryby, inne gady morskie). Podejrzewa się więc, że wspólny przodek węży był makrofagiem i miał wąski pysk, który ewoluował poprzez zwiększenie mobilności stawu śródżuchwowego. Górna szczęka ewoluowała w dalszej kolejności już w obrębie Serpentes.

Ewolucja aparatu pokarmowego

Ewolucję węży można rozpatrywać na dwóch poziomach: jako procesy prowadzące do wyodrębnienia się ich spośród wszystkich Squamata oraz zmiany już w obrębie podrzędu. Filogeneza całej grupy nastęrcza wiele wątpliwości, można jednak wymienić kilka wyraźnych tendencji ewolucyjnych, które doprowadziły do powstania węży z przodka zbliżonego budową do współczesnych jaszczurek.

- Przejście od chwytania językiem, często spotykanego u jaszczurek, a u węży nigdy, do chwytania szczękami. Następuje tu specjalizacja języka jako chemoreceptora, który u Serpentes

jest już dobrze wykształcony. Język o podobnej budowie występuje także u waranów, co potwierdza hipotezę o bliskim pokrewieństwie obu grup i pochodzeniu węży od mozazaurów.

- Zmiany kinetyzmu czaszki. Typowe dla jaszczurek stawy metakinetyczny i mezokinetyczny u węży nie występują. Czaszka węży jest prokinetyczna, czyli posiada staw w części przedniej pomiędzy kością czołową a elementami budującymi pysk. W efekcie puszcza mózgowa jest usztywniona, a wysoki stopień ruchomości, umożliwiający szerokie rozwarście szczęk, jest uzyskany poprzez uwolnienie podniebienia, wydłużenie kości kwadratowej oraz jej zawieszenie na więzadle, podczas gdy u jaszczurek zawieszenie to ma charakter maziowy. Charakterystyczną cechą jest możliwość ruchu ślizgowego pomiędzy kośćmi skrzydłowymi (pterygoideum) a podstawnoklinową (basisphenoidium) i przyklinową (parashenoidium). Zmiany kinetyzmu czaszki pociągają za sobą zmiany umięśnienia, ponieważ wymagają istnienia odpowiednio wykształconych mięśni.
- Zmiana techniki zdobywania pokarmu. Większość jaszczurek pobiera pokarm w sposób stosunkowo bierny. Węże łapią zdobycz poprzez gwałtowne wyrzucenie głowy do przodu dzięki bocznemu odchyleniu części szyjnej i piersiowej tułowia. Zachodzi wówczas gwałtowne wyprostowanie ciała z wyrzutem do przodu.
- Modalność narządów zmysłów. Węże, oprócz chemoreceptorów na języku, wykształciły receptory podczerwieni (pytony, boa, grzechotniki). Dobrze wykształcone narządy zmysłów umożliwiają precyzyjne namierzenie ofiary.
- Przejście od zabijania mechanicznego do chemicznego. Jaszczurki zasadniczo nie produkują toksyn i jadu. Wyjątkiem są helodermy (Helodermatidae), będące jedynymi jadowitymi jaszczurkami. Wiele gatunków węży pozostało przy unieruchamianiu i zabijaniu ofiar mechanicznie, częste jest stosowanie duszenia skrętami ciała. Istnieje jednak duża grupa w obrębie Colubroidea, która produkuje różnego rodzaju toksyny, wprowadzane do ciała upolowanego zwierzęcia przez odpowiednio zmodyfikowane zęby jadowe, i działające np. na jego układ nerwowy (Ryc.2).

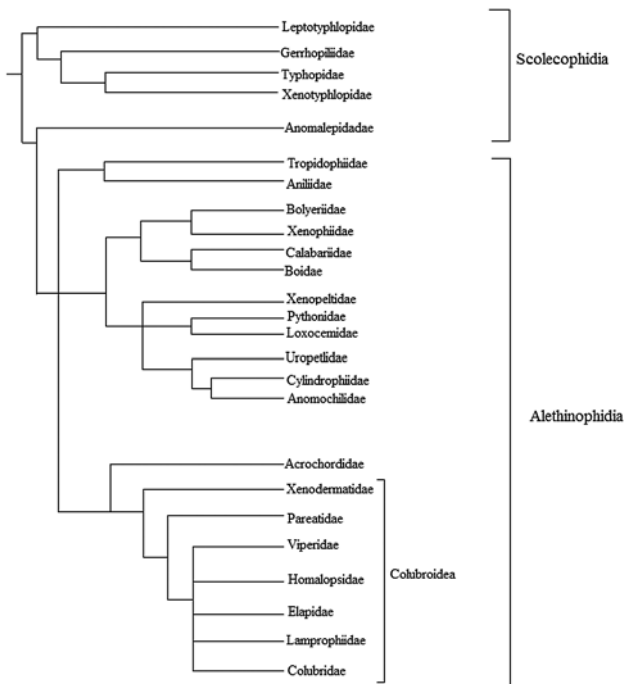
Większość zmian w obrębie już wyodrębnionego podrzędu Serpentes polega na przekształcaniach czaszki zwiększających rozwarście szczęk, oraz na wykształceniu wyspecjalizowanych technik polowania.

Węże dzielą się na dwie odrębne i w znacznym stopniu różniące się od siebie grupy (Ryc. 3): Scolecophidia (5 rodzin) i Alethinophidia (tzw. węże właściwe, 20 rodzin). Przedstawiciele Scolecophidia są uważani za pierwotniejszych, ich anatomia i tryb



Ryc. 2. Żmija zygzakowata (Viperidae) jedyny jadowity gatunek węży występujący w Polsce.

życia sugerują podziemny rodowód grupy. Z drugiej jednak strony, są to zwierzęta mocno wyspecjalizowane, oddzielone od pozostałych węży na wczesnym etapie ewolucji i stanowią najstarszą żyjącą linię rozwojową węży. Ciężko więc stwierdzić, które z ich cech stanowią pozostałość po przodkach, a które to wtórne przystosowania.



Ryc. 3. Uproszczony schemat filogenezy podrzędu Serpentes.

Ich aparat pokarmowy nie jest podobny do tego występującego u węży właściwych. Puszka mózgowa jest stosunkowo twarda, pysk ma kształt bulwiasty, zaokrąglony, a podniebienie jest małe. Ważną cechą jest występowanie połączenia między podniebieniem a kośćmi skrzydłowymi (pterygoideum) i boczno-

skrzydłowymi (ectopterygoideum), które umożliwia przesuwanie się tych kości względem siebie.

Alethinophidia są dużą i bardzo różnorodną grupą węży. W ich obrębie można wyróżnić gady nieco bardziej pierwotne oraz bardzo wyspecjalizowane i prawdopodobnie najbardziej zaawansowane ewolucyjnie. Czaszka niektórych taksonów, np. Anomochilidae i Uropeltidae, w dużej mierze przypomina jeszcze jaszczurki. Cyndrophidae mają stosunkowo nieelastyczne spojenie między ramionami żuchwy, pozwalające jednak na dostosowanie się do różnych kształtów zdobyczy (możliwe wygięcie do maksimum 45°). Funkcjonalnie ta grupa może stanowić stadium przejściowe między jaszczurkami a pozostałymi wężami. Rozwarcie szczęk jest u nich ograniczone głównie przez niewielką mobilność łuku podniebienio-szczękowego, która w toku ewolucji uzyskuje u innych taksonów znacznie większą ruchomość. Ich szczeka górna ma jeszcze dość solidną budowę, ponieważ kość szczękowa i przedszczękowa ściśle do siebie przylegają.

U węży makrostomatycznych rozwarcie szczęk jest większe. Boa i pytony osiągnęły je poprzez uwolnienie podniebienia od kontaktu z lemieszem, a ich kość nadskroniowa jest wydłużona, co pozwala na lepsze unoszenie kości kwadratowej za czaszkę. Kość żuchwowa także jest dość długa.

Powstanie nadrodziny Colubroidea, obejmującej najwięcej współczesnych gatunków węży, wiązało się między innymi z uwolnieniem kości szczękowej. Do tej grupy zalicza się siedem rodzin: Xenodermatidae, Parentidae, Homalopsidae, Elapidae, Viperidae, Lamprophidae i Colubridae. Mają skrócone podniebienie i wydłużoną ectopterygoideum, co zwiększa ruchomość. W obrębie Colubroidea ewolucja aparatu pokarmowego obejmowała przede wszystkim zmiany w uzębieniu, które stawało się coraz lepiej przystosowane do wprowadzania jadu do ciała ofiary, oraz w specjalizacji odpowiednio silnych toksyn. Zęby jadowe mogły być rurkowate w kształcie lub posiadać rowki, którymi spływała wydzielina z gruczołów. Z czasem uległy one przekształceniu w zęby z kanałem wewnątrz, działające na zasadzie igły.

Korelacja między typem zdobyczy a morfologią węży

Przekształcenia aparatu pokarmowego mają na celu przystosowanie do spożywania różnorodnych ofiar. Występuje korelacja pomiędzy wielkością węża, a wielkością ofiary – im większy wąż, tym większe są wymiary jego głowy i dzięki temu możliwe jest pożeranie większych zdobyczy. Część gatunków

zmienia swoje preferencje pokarmowe w ciągu ontogenezy wraz ze wzrastaniem. Na rodzaj wybieranego pokarmu ma przede wszystkim wpływ mobilność kości czaszki oraz ukształtowanie tkanek miękkich w obrębie aparatu pokarmowego.

Wyróżnia się 4 typy ofiar w zależności od ich masy, wielkości i kształtu: małe (typ I); o wydłużonym kształcie, pozbawione kończyn (typ II); o kształcie wrzecionowatym lub sferycznym (typ III); oraz duże, okrągłe w zarysie, często z wystającymi elementami ciała takimi jak skrzydła, kończyny (typ IV). Upraszczając, można założyć, że główną tendencją ewolucyjną jest przejście od najłatwiejszych zdobyczy typu I, poprzez II i III, do IV, które są najtrudniejsze do schwytania i połknięcia.

Scolecophidia są przystosowane do pożerania małych zwierząt bezkręgowych, które nie wymagają bardzo szerokiego rozwarcia szczęk. Są to organizmy powszechnie dostępne w środowisku życia tych węży.

U Alethinophidia tendencja do stopniowego zwiększania rozwarcia pyska w toku ewolucji jest związana z polowaniem na kręgowce. Macrostomata to grupa, której przedstawiciele jako pierwsi mogą polować na ofiary nieporęczne w kształcie. Prócz konieczności dużego rozwarcia szczęk, żywienie się takimi zwierzętami wymaga odpowiedniego zorientowania zdobyczy przed połknięciem, które zwykle zachodzi od głowy, oraz przytrzymania jej tak, by nie uciekła. Początkowo jest to stosunkowo proste przytrzymywanie szczękami do momentu, aż zwierzę przestanie się szamotać i zależy od siły mięśni przywodzących szczęk, silniejszych niż mięśnie motoryczne ofiary.

U niektórych taksonów upolowane zwierzę jest często dodatkowo unieruchamiane zwojami ciała, czasami wiąże się to z jego śmiercią. Duszenie jest prawdopodobnie techniką rozwiniętą u węży dość wcześnie, nie później niż we wczesnym paleocenie i jest stosowane przez wiele gatunków z różnych grup, nie tylko tych zwanych popularnie dusicielami (np. Anilidae, Xenopeltidae, Boidae). Nie jest pewne, czy zbieżność zachowań pomiędzy różnymi taksonami jest pozostałością po wspólnym przodku, czy powstała niezależnie u różnych węży. Kolejnym etapem było wykształcenie aparatu jadowego. Połykanie w całości relatywnie dużych ofiar spowodowało również zmiany anatomiczne w układach niezwiązanych bezpośrednio z aparatem pokarmowym, m.in. oddechowym i krwionośnym. Płuco posiada uchylek magazynujący powietrze, a tchawica i krtań mogą być wysuwane przed krawędź zuchwy, co zapobiega uduszeniu się w trakcie odżywiania.

Oprócz przystosowań typowo anatomicznych, konieczność aktywnego polowania na coraz wyżej uorganizowane zwierzęta wymogła wykształcenie wielu przystosowań behawioralnych związanych z przyjmowaniem pokarmu. Większość węży poluje z zasadzki, wykorzystując w tym celu maskujące ubarwienie i kształt ciała pozwalający na ukrycie się. Niektóre gatunki wabią ofiary, używając do tego ruchów języka lub końcowego odcinka ogona.

W ewolucji węży nadal jest dużo zagadek i to czyni je fascynującym obiektem badań. Dalsze badania nad ewolucją ich aparatu pokarmowego, obok analiz molekularnych, mogą dostarczyć jeszcze wielu istotnych informacji.

Mgr Edyta Turniak, Zakład Biologii Ewolucyjnej i Ochrony Kręgowców, Katedra Biologii Ewolucyjnej i Ekologii, Wydział Nauk Biologicznych, Uniwersytet Wrocławski. E-mail: turniak@biol.uni.wroc.pl.

OBSERWACJE WYKSZTAŁCANIA SIĘ DYMORFIZMU PŁCIOWEGO PODCZAS ROZWOJU STADIÓW MŁODOCIANYCH STRASZYKA NOWOGWINEJSKIEGO *EURYCANTHA CALCARATA*

Katarzyna Kozłowska (Warszawa)

Krótką charakterystyka gatunku

Straszek nowogwinejski *Eurycantha calcarata* jest częstym obiektem hodowlanym w hodowlach amatorskich. Jest to dość duży owad bezskrzydły o przeobrażeniu niezupełnym (hemimetabolia) należącym do rodziny straszkiowatych Phasmatidae. Ma ciało spłaszczone grzbietobrzusznie, pokryte drobnymi

kolcami oraz 3 pary niewyspecjalizowanych odnóży krocnych (Ryc. 1). Jego gryzący aparat gębowy doskonale funkcjonuje podczas zjadania liści roślin, stanowiących jego pokarm. Naturalnym środowiskiem *Eurycantha calcarata* są dolne strefy lasów tropikalnych Nowej Gwinei.

W hodowalch owady te za dnia zwykle się ukrywają, na przykład pod kawałkami kory i liśćmi,